Vegetationsprobleme aus der Ostmediterranis

Autor(en): **Regel, Constantin**

Objekttyp: **Article**

Zeitschrift: **Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse**

Band (Jahr): **58 (1948)**

PDF erstellt am: **16.12.2018**

Persistenter Link: http://doi.org/10.5169/seals-41303

Vegetationsprobleme aus der Ostmediterranis

Von *Constantin Regel*

Eingegangen am 20. Oktober 1947

1. Einleitung

Die Zusammensetzung der Flora eines Landes und die Zusammensetzung der Pflanzenvereine ist nicht nur ein Ergebnis der jetzigen herrschenden Bedingungen der Umwelt, der ökologischen Verhältnisse, sondern in nicht geringem Grade auch der Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt seit der Tertiärzeit. Die Pflanzensoziologen, die Ökologen überschätzen meist die Wichtigkeit der ökologischen Verhältnisse, obwohl schon De Candolle auf die Bedeutung der Geschichte hingewiesen hat. Gibt es doch nicht nur zahlreiche Relikte, die in den Gebieten mit einer alten Flora besonders zahlreich sind, d. h. Vereine, die aus früheren geologischen Epochen sich erhalten haben. So gibt es Relikten-Eichenwälder (Podpera, 1925), Relikten-Kiefernwälder, auf die schon Litwinow (1890) hingewiesen hat und die in der Schweiz von Schmid (1936) beschrieben wurden. Dann *Cornus suecica*-reiche Birkenwälder in der Nadelwaldzone (Regel, 1927) und viele andere, die noch nicht näher untersucht sind oder deren Reliktencharakter noch nicht festgestellt worden ist. Reich an solchen Vereinen ist ohne Zweifel das Mittelmeergebiet, das während der Eiszeit ein Refugium für die Tertiärflora war und in dem sich auch Vereine aus früheren klimatischen Perioden erhalten haben müssen.

Zu solchen Reliktenvereinen gehören nach Podpera die tertiären Wälder im Kaukasus, speziell in der Kolchis, auf dem Talysch, und die Enklaven im pontischen Laubwalde auf der Balkanhalbinsel; dann die mediterranen Bergnadelwälder, von denen er die aus *Callitris quadrifolia,* aus *Picea omorika,* aus *Pinus leucodermis* nennt; — dazu würde ich die *Abies cephalonica*-Wälder und die aus *Pinus Pallasiana* in Griechenland rechnen, die Podpera schon in die Gruppe der Reliktwälder im Sinne von Korshinski (1899) zieht, also in die Gruppe, in der « das arktotertiäre Element gemeinschaftlich mit dem jüngeren borealtertiären Elemente zur Herrschaft gelangt ».

Eine besondere Erwähnung verdient der in der alpinen Stufe der mediterranen Gebirge verbreitete Gürtel, der von Schmid (1943) « mediterraner Gebirgssteppengürtel » genannt wurde. Bei der großen Trockenheit der meditarranen Gebirge und der hier in den meisten Fällen auftretenden Karsterscheinungen fehlt eine mit den Gebirgen

Mitteleuropas vergleichbare Mattenstufe vollständig. Statt dessen finden wir xerophile Vereine, in denen *Festuca varia, Stipa pennata* subspec. *mediterranea* und *Sesleria coerulans* eine große Rolle spielen und die zum Teil an die Steppen Südrußlands gemahnen, nur daß sie wüstenähnlicher sind. Nach meinem schon früher aufgestellten Gesetz (Regel, 1947) müßte auch die Steppe oben auf den Gebirgen vorkommen. Dies wäre also mit der sogenannten mediterranen Gebirgssteppe der Fall. Anderseits unterscheidet sie sich aber von dieser dadurch, daß auf ihr die Schwarzerde, also ein wichtiges Kennzeichen der echten Steppe, fehlt; dann auch der geschlossene Rasen. Es sind Rasenflecken oder sogar einzelne Pflanzen, also eine Art Wüste, die wir auf den Gebirgen vorfinden. Ich würde sagen: « Die zunehmende Trockenheit hat die „Gebirgssteppe“ in eine Wüste umgewandelt. »

Jedenfalls ist die jetzige Pflanzendecke von Griechenland nicht nur als ein Ergebnis der heute herrschenden ökologischen Bedingungen anzusehen, sondern als ein Gemisch von Pflanzensippen und von Vereinen aus verschiedenen geologischen Perioden, in denen ein vom heutigen Klima verschiedenes Klima herrschte, zu dem sich die jüngeren, zum Teil erst in letzter Zeit entstandenen Elemente Mitteleuropas hinzugesellen.

2. Euxinische und Ostmediterrane Provinz

In einer früheren Arbeit (Regel, 1943) habe ich im Mittelmeergebiet drei Provinzen unterschieden: die Westmediterranis, die Ostmediterranis und die Euxinische Provinz.

Dazu machte ich (Regel, 1947) den Vorschlag, noch eine Insubrische Provinz des Mittelmeergebietes aufzustellen.

Diese letzteren zwei Provinzen, die Insubrische und die Euxinische, sind jedoch nichts weiter als regionale, geographisch abgegrenzte Teile des von Schmid (1936) aufgestellten *Laurocerasus*-Gürtels, der sich von Marokko und Portugal im Westen bis zum Südufer des Kaspischen Meeres erstreckt und der das im Sommer trockene Mediterrangebiet meidet.

Beide Provinzen, sowohl die Euxinische als auch die Insubrische, sind durch das Vorkommen zahlreicher mesophiler feuchtigkeitsliebender Arten charakterisiert und durch das Vorkommen von Vereinen, die aus solchen Arten bestehen und die als Relikte aus der Waldflora des oberen Tertiärs gedeutet werden können. Maléev (1940) stützt sich hierauf auf die Arbeit von Gams (1936), der darauf hinweist, daß dort, wo sich die meisten solcher Relikte erhalten haben, wie in der Kolchis, in der Strandsha, dem Rhodope-Gebirge, in den Apuanischen Alpen, der ligurischen Riviera usw., die Ursache hiervon nicht so sehr im Einfluß der Eiszeit liegt, als vielmehr darin, daß sich hier ein feuch-

teres Klima erhalten hat. Die alte Mediterranflora, so sagt Gams, ist durch eine aride Periode stärker dezimiert worden als durch eiszeitliche Abkühlungen, weshalb auch die aus orographischen Gründen dauernd niederschlagsreichsten Gebiete den reichsten Endemismus an Relikten aufweisen.

Welches sind nun die Arten, die Maléev für die Euxinische Provinz als charakteristisch angibt und die als Relikte der Tertiärzeit angesehen werden können?

Vor allem ist es *Fagus orientalis,* von der auf dem Balkan nur einzelne isolierte Vorkommen bekannt sind und die im Kaukasus und in der Krim waldbildend auftritt.

In der II. Baumschicht und in der Strauchschicht dieser Wälder begegnen wir *Buxus sempervirens, Rhododendron ponticum, Laurocerasus officinalis, Ilex Aquifolium.* Der floristische Bestand dieser Wälder ist durch zahlreiche Arten charakteristisch, wie *Fagus orientalis, Abies Nordmanniana, Abies Bornmülleriana, Daphne pontica, Epimedium pubigerum, Quercus Hartwissiana, Quercus armeniaca, Quercus stranjensis, Vaccinium Arctostaphylos, Trachystemon orientale* und andere, die nur in der Euxinischen Provinz vorkommen oder aber kaum deren Grenzen überschreiten. Andere Arten haben weitere Areale, die sich zum Teil auf das ganze mediterrane Gebiet erstrecken.

Nach Westen hin läßt sich im Zusammenhang mit der Änderung der klimatischen Verhältnisse eine Verarmung des mesophilen « Komplexes », wie sich Maléev ausdrückt, feststellen.

So kommen bei Trapezund die mesophilen Wälder, die in der Kolchis bis an das Meer hinabreichen, nur noch in höheren Lagen vor und haben sich in den niederen Lagen nur noch dort erhalten, wo die lokalen Bedingungen der Vegetation größere Feuchtigkeit zukommen lassen. Noch stärker verarmt ist dieser Komplex im Gebiete von Samsun-Sinope, und im äußersten Westen des nördlichen Kleinasiens sind die mesophilen Wälder aus *Fagus orientalis* noch mehr verarmt, obwohl sie noch eine Reihe für die Euxinische Provinz charakteristischer Elemente aufweisen. Auf dem Bithynischen Olymp kommen sie nur in höheren Lagen vor, im Walde von Belgrad östlich von Istanbul reichen sie jedoch bis in die Nähe der Meeresküste. In der Krim sind diese *Fagus orientalis*-Wälder, die ebenfalls nur in höheren Lagen vorkommen (siehe Regel, 1943 b, wo die weitere Literatur angeführt ist), äußerst verarmt. Die immergrüne Strauchschicht fehlt hier vollkommen, und die Zahl der charakteristischen Tertiärrelikte ist hier ebenfalls überaus reduziert.

Anderseits gibt es eine Reihe Arten, die im Mittelmeergebiet weit verbreitet sind, in der Euxinischen Provinz jedoch selten vorkommen, oder aber es befinden sich dort isolierte Areale, vom Gesamtareal abgetrennte Vorkommen, vor. Zu solchen gehören z. B. *Arbutus Andrachne* (z. B. Südufer der Krim), *Laurus nobilis, Cistus tauricus, Erica arborea.*

Dann die Wälder aus *Pinus Pallasiana* und *Pinus Pithyusa,* zahlreiche Stauden und Gräser, die Maléev in seiner Arbeit anführt und die er als Beispiel für Disjunktionen anwendet.

Besonders reich an Tertiärrelikten ist die Kolchis, in der Maléev folgende Tertiärrelikte anführt:

1. *Fagus orientalis,* die, wie schon erwähnt, auch an einigen Stellen des Balkans und auch in Griechenland auftritt (siehe weiter unten).
2. *Quercus Hartwissiana Stev,* ein für die Wälder des westlichen Transkaukasiens charakteristischer mesophiler Baum, der sich von den anderen Eichenarten durch einen stärker ausgeprägten mesophilen Charakter und eine geringere Plastizität in ökologischer Hinsicht unterscheidet. Es ist ohne Zweifel die primitivste Art aller zur Sektion *Robur* gehörenden Eichen, die in fossilem Zustande bei Sofia gefunden wurde und am nächsten der *Quercus armeniaca* steht. Diese Eiche, die von Schwarz zur Gruppe *Primitiviae = Hartwissianae* Maléev gerechnet wird, steht der tertiären *Quercus roburoides* am nächsten.
3. *Abies Nordmanniana,* eine für die Gebirgswaldungen der Kolchis charakteristische Eiche, die der *Abies Bornmülleriana* im westlichen Kleinasien, z. B. Paphlagonien und Bithynien, und der *Abies cilica* Carr in Cilicien und Syrien am nächsten steht. *Abies Nordmanniana* steht auch der europäischen *Abies alba* nahe, die ihren Ausgangspunkt ihrer Verbreitung in den Gebirgen Südeuropas genommen hat.
4. *Laurocerasus officinalis* Roem. Eine Art, die fast um das ganze Schwarze Meer herum wächst und isoliert auch an einigen Stellen des Balkans vorkommt, wo die frosthärtere var. *schipkaensis* Späth wächst. Nahe steht die auf der Pyrenäenhalbinsel vorkommende *Laurocerasus lusitanica.* Charakteristisch ist also die Disjunktion des Areals zwischen diesen beiden vikariierenden Arten.
5. *Acer laetum* C. A. M. Ein *Acer*-Relikt der mesophilen Wälder des westlichen Transkaukasiens, der im Norden bis nach Noworossijsk reicht. Nach Pojarkowa (1933) gehört *Acer laetum* C. A. M. zur Serie *Picta* der Sektion *Platanoidea,* von der alle Arten den Überrest eines alten Typus darstellen, der in der Tertiärzeit in Europa weit verbreitet war.
6. *Rhododendron ponticum* L. ist das am meisten charakteristische Element, das immergrüne Element der mesophilen Wälder des westlichen Transkaukasiens und wurde auch an der Ostküste der Balkanhalbinsel aufgefunden.

   Eine vikariierende Art ist auf der Pyrenäenhalbinsel die nahestehende *Rhododendron baethicum* Boiss. et Reuter. Dazu ist diese Pflanze im fossilen Zustande an einigen Stellen der Balkanhalb-

insel, wie z. B. bei Skoplje und bei Sofia, gefunden worden, im Interglazial bei Innsbruck und an einigen Stellen der oberitalienischen Seen, also in der Insubrischen Provinz.

7. *Cryptotaenia Flahaultii* (Wor.) Wolff. Ein Relikten-Endemismus des westlichen Transkaukasiens = *Lereschia Flahaultii* Woron. Die nahestehende *Cryptotaenia Thamasii* (Ten.) D. C. kommt in Kalabrien in 1000—1700 Meter Höhe vor, was wieder auf eine Disjunktion der Areale zweier vikariierender Arten hinweist.
8. *Vaccinium Arctostaphylos* L. kommt im westlichen Transkaukasien in Nordanatolien, dem östlichen Balkan vor. Die nächste Art ist die auf Madeira vorkommende *Vaccinium maderense.*
9. *Dioscorea caucasica* Lipsky ist eine der wenigen im westlichen Transkaukasien erhaltengebliebenen Arten mit Verwandten in den Subtropen. Die nächste verwandte Art ist die *Dioscorea albanica* Kosanin in Albanien. Beide Arten gehören zur Sektion *Macropoda* Uline, deren Hauptverbreitungszentrum in Ostasien und im Himalaja liegt.
10. *Trachystemon orientale* Don. ist ein charakteristischer Bestandteil der Feldschicht der mesophilen Wälder der Kolchis und der benachbarten Gebiete. Gusuleac (1928) faßt die Gattung *Trachystemon* als eine monotypische Gattung auf und trennt von ihr die Gattung *Procopiana Gusul.* ab, mit der einzigen Art *P. cretica* im südlichen Griechenland, auf Euböa und Kreta und anderen Inseln des Archipelagus.
11. *Hypericum nummularioides* Trautv. ist ein Relikt der Hochgebirge des westlichen Kaukasus. Zur Sektion *Nummularia* Nym. gehören außer *H. nummularioides* noch *H. nummularium* L. in den Pyrenäen und den südwestlichen Alpen und *H. crenatum* Boiss. in den Gebirgen Ciliciens und Syriens. Es handelt sich also um Arten mit einer Disjunktion der Areale.
12. *Hypericum Androsaemum* L. ist ein kleiner Strauch der schattigen Wälder der Euxinischen Provinz und gehört zu deren charakteristischsten Reliktearten. Die Pflanze ist außerdem im nördlichen Anatolien und an der Ostküste der Balkanhalbinsel verbreitet sowie auf der Pyrenäenhalbinsel, der Apenninenhalbinsel, dem westlichen Teil von Frankreich und dem Südwesten von England und Irland. Dieses Areal erinnert also an das von *Ilex Aquifolium* und *Buxus sempervirens,* weshalb auch die Kolchis von einigen Botanikern, wie z. B. von Krasnow (1891), zur Atlantischen Provinz Europas gerechnet wurde.

    H. Androsaemum gehört zur monotypischen Sektion *Androsaemum* Gren et Dodron.

Die weite Verbreitung nach Norden hin läßt sich nach Maléev nur durch eine spätere nacheiszeitliche Wanderung erklä-

ren; die Vorkommen in der Schweiz und in Österreich sind nach H e g i augenscheinlich auf verwilderte Exemplare hinzuführen. Ich würde noch hinzufügen: *Phillyrea Vilmoriniana,* die in Lazistan und in der Kolchis vorkommt und deren Blätter an die von *Laurocerasus* erinnern.

Was uns hier auffällt, ist, daß die angeführten Arten sämtlich Arten mit beschränkter Verbreitung sind. Zweitens handelt es sich um isolierte Sippen, und nur einige wenige, wie z. B. *Fagus silvatica* und *Abies Nordmanniana,* weisen nähere Beziehungen zu Arten außerhalb des Mediterrangebietes auf.

Dies ist ein Umstand, auf den wir noch weiter zurückkommen werden. In den zum Mediterrangebiet gehörenden Teilen des Balkans und an die Ägäis angrenzenden Teilen Kleinasiens finden wir ebenfalls nicht wenige Pflanzen mit beschränkter Verbreitung oder solche, die in systematischer Hinsicht isolierten Sippen angehören. Es handelt sich hier, ebenso wie um die aufgezählten Arten der Euxinischen Provinz, um tertiäre Relikte.

Wir wollen hier nicht sämtliche Arten aufzählen, sondern nur einige laubabwerfende Gehölze. Denn, wie schon erwähnt, hat Griechenland ein viel trockeneres Klima als die Länder am Schwarzen Meere, und die hier vorkommenden mesophilen Arten, soweit sie mediterran sind und nicht andern geographischen Elementen angehören, sind Relikte aus einer Zeit, als das Klima ein feuchteres war, als es jetzt ist.

Carpinus orientalis, Ostrya carpinifolia, Zelcova cretica, Cistus-Arten, wie *Cistus villosus, Cistus monspeliensis, Cistus salviaefolius, Cistus laurifolius, Rhus Coriaria, Cotinus Coggygria, Acer*-Arten, wie *Acer monspessulanum* u. a., *Paliurus aculeatus, Coronilla Emeroides, Cercis Siliquastrum, Styrax officinale, Pirus amygdaliformis* und *Pirus elaeagrifolia, Punica Granatum, Colutea arborescens, Vitex Agnus casti, Zizyphus lotoides* und *Zizyphus Lotus, Pistacia Terebinthus, Gomphocarpus fruticosus, Periploca graeca, Spartium junceum,* einige *Quercus*-Arten usw. Es sind sommergrüne Arten der immergrünen Macchia.

Die übrigen Arten sind offenbar durch die zunehmende Trockenheit verdrängt worden, oder sie haben sich an andern Stellen des Mediterrangebietes, zum Teil als vikariierende Arten, erhalten.

In diese Gruppe der Tertiärrelikte mit isolierter Verbreitung dürfte aber auch gehören *Rhododendron flavum,* das in den Wäldern des ganzen nördlichen Kleinasiens vorkommt, im westlichen Kaukasus und zentralen Kaukasus, in Cilicien und auf der Insel Lesbos. Dazu ist noch der gänzlich isolierte Standort in Weißrußland, im Gebiet des Poleßje, bekannt, und in Wolhynien in der Ukraine, wo die Pflanze z. B. von K ö p p e n (1888—1889) erwähnt und später u. a. von P o l j a n s k a (1925) gefunden wurde und wo sie an mehreren Lokalitäten auf Torf-

mooren vorkommt. Dann auch *Liquidambar orientalis* in den Wäldern des westlichen Kleinasiens und manche andere, die wir hier nicht erwähnen werden.

3. Der Shibljak

Dort, wo am Rande des mediterranen Gebietes die immergrünen Macchia-Elemente schwinden, bleiben die mesophilen Elemente zurück. Es ist der Shibljak, der von vielen Forschern beschrieben wird, das Gebüsch, aus laubabwerfenden mesophilen Arten bestehend, das aber seine Entstehung, wie ich (Regel, 1943) früher darauf hingewiesen habe, den Menschen verdankt. Denn dort, wo die sommergrünen Bäume gefällt werden, entsteht der Shibljak, das aus sommergrünen laubabwerfenden Sträuchern bestehende Gestrüpp, im Gegensatz zu der Macchia, dem aus immergrünen Sträuchern bestehenden Gestrüpp des Mediterrangebietes.

Auf Grund ihrer Entstehung lassen sich die Shibljaks in zwei Gruppen einteilen. Erstens in solche, die aus den sommergrünen Wäldern entstanden sind, die sich oberhalb der Stufe des mediterranen immergrünen Laubwaldes in der Stufe des sogenannten Trockenwaldes, d. h. des aus laubabwerfenden Bäumen, z. B. *Quercus Frainetto* und anderen *Quercus*-Arten, *Castanea vesca* und anderen, zusammengesetzten Waldes sich erstrecken. Zu diesen gehören, wenn wir uns an die Klassifikation von Adamovic (1909) halten wollen, der *Syringa*-Typus des Shibljaks, der *Petteria*-Typus, der *Chamaecerasus*-Typus, der *Amygdalus*-Typus, der *Forsythia*-Typus, der *Lantana*-Typus, der *Berberis*-Typus, der *Quercus*-Typus, bestehend aus laubabwerfenden sommergrünen Eichen, und der gemischte Typus, zu dem wir auch den *Carpinus orientalis*-Shibljak rechnen wollen.

Der *Cotinus*-Typus steht auf der Scheide zwischen diesem Shibljak und dem nächsten, da *Cotinus Coggygria* sowohl in der unteren immergrünen Stufe in großen Mengen vorkommen kann als auch in der oberen Stufe des sommergrünen Waldes.

Zur zweiten Gruppe der Shibljaks gehören diejenigen, die in der unteren Stufe der mediterranen Vegetation entstanden sind, dort, wo diese vorzugsweise aus mediterranen sommergrünen Gehölzen besteht. Dies ist allerdings nicht im südlichen Teil des mediterranen Gebietes der Fall, wo diese Stufe vorzugsweise aus immergrünen Gehölzen zusammengesetzt ist, sondern im nördlichen, in deren Randgebieten, die wir ja als zur Euxinischen Provinz oder zur Insubrischen Provinz zugehörig betrachten.

Adamovic (l. c.) stellt folgende Shibljak-Typen auf, die wir als zu dieser Gruppe gehörend betrachten können: den *Paliurus*-Typus, den *Cotinus*-Typus, den *Coriaria*-Typus, den *Cercis*-Typus, den *Zizyphus*-Typus und den *Punica*-Typus.

Hier begegnet man den auf Seite 50 erwähnten Arten. Allerdings unterscheidet auch Adamovic zwischen einer mediterranen und einer mitteleuropäischen Fazies des Shibljaks, die mit der hier gegebenen Einteilung des Shibljaks in zwei Gruppen zusammenfallen.

Die erste besteht aus sommergrünen mediterranen Gehölzen, die zweite aus den sommergrünen Elementen des Trockenwaldes, die entweder aus Vertretern des mitteleuropäischen Florenal-Elementes zusammengesetzt sind oder aber aus Arten, die, wie *Syringa vulgaris, Forsythia europea, Petteria* (Cytisus) *ramentacea,* als Relikte einer tertiären montanen Vegetation aufgefaßt werden können. Die mediterrane Fazies des Shibljaks ist es, die für die Euxinische und die Insubrische Provinz charakteristisch ist, soweit es hier, wie z. B. in der Krim und auf Istrien, nicht mehr typische immergrüne Macchien gibt. Denn daß es in ersterer keine gibt, ist nach Stankoff (1936) erwiesen, und Regel (1943 b) schließt sich dieser Auffassung an.

Allerdings ist der Unterschied zwischen diesen beiden Fazies nicht immer deutlich; die mediterrane Fazies geht einerseits allmählich in die mitteleuropäische über, anderseits aber in die immergrüne Macchia; findet man doch die diese Fazies zusammensetzenden Elemente auch in letzterer wieder.

4. Vegetationsentwicklung nach der Eiszeit

Nach dem Ende der Eiszeit sind es zwei Momente, die für die Vegetationsentwicklung der Mittelmeerländer, und zwar des östlichen Teils des Mediterrangebietes, entscheidend sind. Einerseits die größere Trockenheit des Gebietes, anderseits die Ausbreitung der hier wie in einem Refugium während der Eiszeit sich erhaltenden Vegetation nach den vom Eis befreiten Gebieten in Mitteleuropa hin. Die Trockenwerdung, die größere Aridität des Klimas im ostmediterranen Raum, bewirkte das Schwinden zahlreicher feuchtigkeitsliebender tertiärer Elemente sowohl in der Ebene als auch im Gebirge, und nur diejenigen konnten sich erhalten, die diesen Bedingungen mehr oder weniger angepaßt waren.

Die einen, wie die immergrünen Vertreter der Macchia und zahlreiche sommergrüne Gehölze, haben sich hier in großer Menge erhalten können, oder aber sie kommen nur in geringer Zahl an zerstreuten Standorten vor, wie z. B. *Liquidambar orientalis, Rhododendron flavum, Fagus orientalis* und manche andere. Dann auch *Coniferen,* wie *Cupressus sempervirens* und *Abies cephalonica,* die innerhalb ihres Areals große Waldungen bilden, und *Cedrus Libani.*

Andere Arten haben sich umgewandelt, sind in kleinere Arten aufgelöst worden. Dazu gehört sicher *Zelkova Abelicea,* der *Zelcova crenata* nahesteht, eine endemische Art der Insel Kreta.

Zu den Arten, die sich bei der zunehmenden Trockenheit von der ursprünglichen, seit dem Tertiär hier wachsenden Art abgesplittert und dann neue Arten oder Formen gebildet haben, würde ich *Phillyrea media* und *Phillyrea latifolia* zählen, als deren Urform vielleicht die breitblättrige, in der Kolchis und in Lazistan vorkommende *Phillyrea Vilmoriniana* anzusehen ist. Doch da eine genauere Untersuchung der Formen dieser Pflanze in Bearbeitung ist, so will ich mich nicht näher darüber auslassen.

Andere Arten der Tertiärrelikte haben sich unverändert erhalten, oder aber sie weisen die Tendenz zur Aufsplitterung in kleine geographisch abgegrenzte Formen auf.

Zu solchen gehört vielleicht *Fagus taurica,* die von Poplawskaja (siehe die Literatur bei Regel, 1943 b) beschrieben wird und die der *Fagus orientalis* nahesteht, dann *Fagus Hohenackeri* im Kaukasus u. a.

Die im Kaukasus vorkommenden *Ilex*-Arten zerfallen in drei gesonderte Arten, wie unlängst Pojarkowa (1947) gezeigt hat: *Ilex stenocarpa* Pojark., am Nordwestabhang des kaukasischen Gebirgskammes, *Ilex colchica* Pojark., in den Wäldern der Kolchis, und *Ilex hyrcana* Pojark., in Lenkoran und Hyrkanien.

Auch *Buxus sempervirens* zerfällt im Kaukasus in zwei Arten, *Buxus colchica* Pojark. und *Buxus hyrcana* Pojark (siehe hierüber Pojarkowa, 1947).

Abies Nordmanniana nahestehend sind *Abies Bornmülleriana* und *Abies Equi trojani* sowie *Abies cilicica* mit zum Teil beschränkten Arealen. Weitere solcher Beispiele ließen sich ohne weiteres noch viele anführen.

Eine andere Kategorie der Tertiärrelikte sind diejenigen, die sich nach dem Ende der Eiszeit nach Norden und Nordwesten hin ausgebreitet hatten.

Zuerst gehören hierher die Arten, die sich längs der Küsten des Atlantischen Ozeans bis nach England und Norwegen hin verbreitet haben und nach Troll (1925) als Vertreter des atlantischen Elementes oder der atlantisch-mediterran-montanen Gruppe gelten können (nach Meusel [1943] südeuropäisch-montan-mitteleuropäisch mit atlantischer Ausbreitungstendenz). *Hypericum Androsaemum* haben wir schon erwähnt. Dann gehören hierher noch *Buxus sempervirens* und *Ilex Aquifolium,* die sich in ihrer Urheimat in kleinere Arten zersplittert haben. Es fragt sich nur, welche von diesen Formen die ursprünglichere ist, diejenige, die sich nach Nordosten verbreitet und sich dabei die Urform abgeändert hat, oder ob umgekehrt die nordwesteuropäische diejenige ist, die sich später abgeändert hat. Eine genauere Untersuchung der in

Griechenland vorkommenden *Buxus-* und *Ilex*-Arten hat allerdings noch nicht stattgefunden.

Eine andere Gruppe bilden die Arten, die sich in Zentraleuropa ausgebreitet haben und die mit der mediterranen Form durch zahlreiche Übergangsformen verbunden sind.

Dazu gehört zuerst einmal die Gattung *Fagus*. *Fagus orientalis* ist, wie schon erwähnt, die aus dem Tertiär stammende Buche der Schwarzmeerländer. Sie ist in den unteren Lagen verbreitet, steigt aber auch im Gebirge hoch hinauf. Aus Griechenland sind nur einige wenige Standorte bekannt, am Olymp, am Athos, auf dem Ossa (siehe Grebenchikoff, 1938). Der von Czeczott (1932) erwähnte mögliche Standort auf Euböa scheint auf einem Irrtum zu beruhen, da hier die Buche überhaupt nicht vorkommt. Nun gibt es aber in Griechenland Buchenwaldungen, die bis an die alpine Waldgrenze oder nahe daran hinaufreichen, wie zum Beispiel auf dem Oxya unweit von Karpenision, auf dem Oxya unweit von Muzaki, am Zygos, auf dem Pelion, dem Ossa, dem Olymp, dem Pangäos, auf dem Athos, dem Cholomonda, dem Vitchi, dem Vermion (siehe Regel, 1943 a).

Es handelt sich aber hier überall nicht um die *Fagus orientalis*, sondern um eine zu *Fagus silvatica* gestellte Buche, die jedoch einige abweichende Charaktere aufweist und daher von Czeczott (1933) als *Fagus moesiaca* (Maly) Czeczott benannt wurde. Es ist eine Übergangsform zwischen *Fagus orientalis* und *Fagus silvatica*, mit Merkmalen beider Buchenarten. Weiter nach Norden hin wird *Fagus moesiaca* von der typischen *Fagus silvatica* abgelöst.

Doch inmitten des Verbreitungsgebietes der *Fagus moesiaca* findet man vereinzelt oder in Gruppen die zur *Fagus orientalis* gehörenden Exemplare der Buche, und zwar an den in der Literatur immer wieder erwähnten Standorten, deren Zahl sich zu vermehren scheint, je eingehender die Buchenwälder untersucht werden. Aber auch außerhalb Griechenlands werden Buchen gefunden, die Merkmale der *Fagus orientalis* in sich tragen, wie z. B. von Issler (1935) in den Vogesen, von Madalski (1938) in Polen.

Ich würde daraufhin die These aussprechen, daß *Fagus silvatica* aus der *Fagus orientalis* entstanden ist, bei deren Zug in die höheren Lagen der Gebirge und nach Norden hin, und daß *Fagus moesiaca* keine besondere Art, sondern die sich in den Gebirgen Griechenlands erhaltenden Übergangsformen umfaßt. Auch in der Krim scheinen solche Übergangsformen vorzukommen, wie Poplawskaja (1927) gesagt hat. Diese Waldungen sind, wie ich schon früher (Regel, 1943 a) hervorgehoben habe, Reliktenwälder aus einer feuchteren Klimaperiode. Sie bestehen aus Buchen, die sich aus der tertiären *Fagus orientalis* ent-

wickelt haben, die aber selbst in Griechenland im trockener werdenden Klima bis auf wenige Reste verschwunden ist.

Ähnlich steht es mit der *Abies cephalonica.* Dies ist eine der *Abies Nordmanniana* nahestehende Art der mediterranen Gebirge, die hier zu einem charakteristischen Bestandteil der mediterranen, bis an die alpine Baumgrenze reichenden Wälder ist. Zahlreiche Zwischenformen verbinden diese *Abies*-Art mit der in den Gebirgen Mitteleuropas wachsenden *Abies alba.* Mattfeld (1930), der diese Zwischenform eingehend untersucht hat, meint, sie seien hybridogenen Ursprungs, Bastarde zwischen der *Abies cephalonica* und der *Abies alba* an der Berührungsfläche der Areale zwischen beiden Arten, und nennt sie *Abies Borisii regis.*

Ich würde sagen, es sind Übergangsformen, die bei der Ausbreitung der mediterranen, aus dem Tertiär stammenden *Abies cephalonica* nach Norden hin entstanden sind, bei der Umformung dieser Art in die mitteleuropäische *Abies alba.*

Ein weiteres Beispiel wäre *Carpinus Betulus* und *Carpinus orientalis.* Ich würde auch hier die These aufstellen, daß *Carpinus Betulus* aus der ursprünglichen mediterranen *Carpinus orientalis,* bei deren Vordringen nach Norden und Nordwesten hin, entstanden ist.

Allerdings sind diese beiden Arten strenger voneinander getrennt als *Fagus orientalis* und *Fagus silvatica* oder aber *Abies cephalonica* und *Abies alba.* Es sind vikariierende Arten ohne Zwischenformen.

Als ferneres Beispiel käme noch *Pinus nigra* hinzu, von der es eine Reihe nahestehender Arten oder, nach Pilger (1926), Varietäten gibt, die jedoch geographisch abgegrenzt sind, von denen *Pinus Laricio* in der Ostmediterranis vorkommt und in der Krim und *Pinus austriaca* vielleicht die bei der Wanderung nach Norden sich absplitternde nordische Form darstellt, die jedoch mit der mediterranen Form durch Übergangsformen verbunden ist.

Eingehendere Studien werden noch mehr Beispiele für diese These geben: Nicht die in Mitteleuropa wachsenden Arten sind als die ursprünglichen anzusehen, und die im Mediterrangebiet vorkommenden als die Abarten oder Varietäten, sondern umgekehrt, die mediterranen, aus dem feuchteren Klima des Tertiärs stammenden Arten sind die primären, und ihre mitteleuropäischen, zum Teil durch zahlreiche Zwischenformen verbundenen Formen sind als die jüngeren, die abgeleiteten Formen anzusehen.

Auch Wulff (1938), der sich mit dieser Frage befaßt hat, stellt sich auf diesen Standpunkt hinsichtlich *Fagus orientalis* und *Fagus silvatica.* Er verwirft die Annahme des Vorhandenseins zweier tertiärer Formen der Buche, die durch hybride Zwischenformen miteinander verbunden sind — dies wäre ja auch bei *Abies cephalonica, Abies alba* und

deren « Bastard », der *Abies Borisii regis,* der Fall. Dieser Ansicht steht nach Wulff die Ansicht von Sinskaja (1933) nicht entgegen, derzufolge *Fagus silvatica* und *Fagus orientalis* als zwei Klimatypen anzusehen, die durch Zwischenformen miteinander verbunden sind. Diese Differenzierung in Klimatypen hat schon in sehr früher Zeit begonnen, als die Buche aus Ostasien nach Europa einwanderte.

Nach dem Ende der Eiszeit begann die Rückwanderung des tertiären Elementes nach Mitteleuropa, bei der sich viele neue Formen und Arten bildeten. Anderseits aber bewirkte die wachsende Aridität der Ostmediterranis eine Verarmung der dort vorhandenen Flora, die sich in der Euxinischen Provinz erhalten hat, in der Insubrischen jedoch zum großen Teil verschwunden ist, zum Teil aber, wie z. B. *Rhododendron ponticum,* fossil gefunden wurde. In der Ostmediterranis kennen wir die Pflanze fossil von der Insel Skyros (Andersson, 1910).

Andere mesophile tertiäre Elemente paßten sich den neuen Bedingungen an, und es entstanden vikariierende, mehr xerophile Arten, bei denen man noch auf die Entstehung aus feuchtigkeitsliebenden tertiären Relikten schließen kann. Doch dies sind Fragen, die ich in meiner in Bearbeitung befindlichen Pflanzengeographie von Griechenland ausführlicher behandeln werde.

5. Sommergrüne Wälder und Gebirgssteppen

Unlängst hatte ich (Regel, 1947) darauf hingewiesen, daß theoretisch der Trockenwald, der in der Form des Shibljaks im nördlichen Teil der Mediterranis bis an die Meeresküste tritt und weiter im Süden die Stufe des Trockenwaldes bildet, die, aus verschiedenen Eichen bestehend, sich über der Stufe des Hartlaubwaldes erstreckt, noch weiter südlich die alpine Waldgrenze bilden müßte. Doch sei es mir, so betonte ich damals, nicht gelungen, eine solche alpine Waldgrenze aus sommergrünen Baumarten (die Buche ausgenommen) aufzufinden. Nun finden wir aber in einer von Takhtajian (1941) verfaßten pflanzengeographischen Übersicht von Armenien eine Beschreibung der dort im Gebiet von Sangezur vorkommenden Eichenwälder aus *Quercus macranthera,* die an die « subalpinen Wiesen », wie er sagt, grenzen. Außerdem gibt es dort auch Mischwälder aus *Ulmus, Acer,* dann Wälder aus *Carpinus,* Wälder aus *Fraxinus* und *Carpinus* usw.

Quercus macranthera ist jedenfalls ein alter Typus, der nur eine beschränkte Verbreitung aufweist und nach der Flora der USSR in Armenien, Kurdistan und im nördlichen Iran vorkommt und äußerst widerstandsfähig gegen Trockenheit und dazu frostunempfindlich ist. In der feuchten Euxinischen Provinz tritt an seine Stelle u. a. die schon erwähnte *Quercus Hartwissiana,* in Griechenland mit seinem trockeneren

Klima sind es verschiedene andere Eichenarten, wie *Quercus Frainetto, Quercus pedunculifera,* der *Quercus Robur* nahestehend, sowie zahlreiche andere. Noch weiter nach Norden, in Mitteleuropa und am Rande der Waldsteppe, ist es vor allem *Quercus Robur,* bei der man aber auch schon die Tendenz zur Bildung von kleineren Arten sehen kann. Denn abgesehen von der nahestehenden *Quercus pedunculifera* spaltet sich *Quercus Robur* noch in zwei ökologisch gut unterscheidbare, aber in morphologischer Hinsicht nicht differenzierte Abarten, die var. *tardiflora* Czern. und die var. *praecox* Czern.

Doch was uns hier vor allem interessiert, ist die Feldschicht der *Quercus-macranthera*-Wälder Armeniens, die eine merkwürdige Ähnlichkeit mit der der mitteleuropäischen Eichenwälder, insbesondere der an der Grenze der Wiesensteppe gelegenen, aufweist. Da finden wir Arten wie *Poa nemoralis, Asperula odorata, Arrhenaterum elatius, Geranium silvaticum, Lamium album, Campanula rapunculoides, Calamagrostis arundinacea, Geum urbanum,* und an lichteren Stellen *Coronilla varia, Lychnis Coronaria, Dactylis glomerata, Brachypodium silvaticum, Briza media, Fragaria collina, Calamintha Clinopodium* usw. Auch unter den Gehölzen finden wir zahlreiche gleiche Arten, wie *Cornus mas, Viburnum Lantana* usw. Wir könnten sagen, es sind die gleichen Wälder, nur mit einigen neuen Elementen durchsetzt, und an Stelle von *Quercus Robur* tritt *Quercus macranthera.*

Die schon erwähnten, aus sommergrünen Eichen bestehenden Wälder der Stufe des Trockenwaldes in Griechenland sind nichts anderes als durch die größer werdende Ariditàt des Klimas umgewandelte sommergrüne Wälder, die sich noch in der Euxinischen Provinz erhalten haben und die in Armenien bis an die alpine Waldgrenze hinaufreichen. Denn anders läßt sich sonst das reichliche Vorkommen der mediterranen Elemente nicht erklären und das Vorkommen von immergrünen Arten, wie z. B. *Quercus coccifera,* wie man es so oft in Griechenland beobachten kann.

Die schon erwähnten « subalpinen Wiesen » bestehen zum Teil aus steppenartigen Vereinen. T a k h t a j i a n gibt an, daß in Armenien die « Gebirgssteppen » überaus weit verbreitet sind. Weiter oben habe ich darauf hingewiesen, daß in der Mediterranis, wenigstens in der Ostmediterranis, die Gebirgssteppe fehlt und durch eine Art Wüste ersetzt wird. Hier in Armenien muß man den von S c h m i d (1943) beschriebenen « Gebirgssteppengürtel » suchen, dessen Vorkommen uns nicht weiter überraschen wird, da er ja vollständig in das von mir aufgestellte Gesetz des Vorkommens von Klimaxvereinen der Ebene oben im Gebirge hineinpaßt. Nur ist Europa kein « idealer Kontinent », so daß die Gürtel sich verschoben haben und öfters dort fehlen, wo man sie erwarten sollte, um dafür an anderer Stelle aufzutreten.

Wir können hier nicht auf die Zusammensetzung dieser Gebirgssteppen Armeniens eingehen, wollen nur erwähnen, daß Takhtarjian Steppen aus verschiedenen Kräutern erwähnt, den Wiesensteppen Rußlands nahestehend, dann *Stipa-Festuca*-Steppen und *Stipa*-Steppen, und daß der Boden in vielen Fällen eine Art Schwarzerde ist. Die floristische Zusammensetzung ist eine den Steppen Südrußlands auffallend ähnliche, worauf auch Takhtarjian hinweist. Doch würde ein solcher Vergleich den Rahmen unserer Arbeit überschreiten.

Résumé

Les associations-reliques de l'ère tertiaire sont très répandues dans le bassin de la Méditerranée orientale; les forêts d'*Abies cephalonica* et de *Pinus Pallasiana* en sont des exemples. La steppe des montagnes méditerranéennes n'est pas une véritable steppe, comme celles des plaines du nord, mais une association que la sécheresse de plus en plus grande transforme en désert. Les provinces insubriques et du Pont-Euxin sont des régions, géographiquement délimitées, de la zone de *Laurocerasus* de Schmid. Le Pont-Euxin présenterait, d'après Maléev, 12 espèces caractéristiques, reliques d'une époque au climat plus humide; *Fagus orientalis* en serait une. Certains types de *Shibljak,* celui composé d'espèces méditerranéennes à feuilles caduques et celui composé d'espèces de l'Europe centrale, proviennent de forêts caractéristiques de climats secs. *Fagus orientalis, Abies cephalonica, Carpinus orientalis, Pinus Pallasiana* sont les formes ancestrales des espèces telles que *Fagus silvatica, Abies alba, Carpinus Betulus, Pinus austriaca,* espèces qui se sont répandues plus au nord et dont il existe encore quelques formes intermédiaires. Les forêts de chênes à feuilles caduques se trouvent en Arménie ainsi que les steppes des montagnes.

Literatur

Adamovic, L.: Die Vegetationsverhältnisse der Balkanländer (Mösische Länder). Die Vegetation der Erde, XI. Leipzig, 1909.

Andersson, G.: Rhododendron ponticum fossil in the Island of Skyros in Greece. Postglaziale Klimaveränderungen. Stockholm, 1910.

Czeczott, H.: Distribution of Fagus orientalis. Die Buchenwälder Europas. Veröff. Geobot. Institut Rübel in Zürich 8. Bern, 1932.

Czeczottowa, H.: Studjum mad zmiennoscią liści buków: F. orientalis Lipsky. A study on the variability of the leaves of beeches: F. orientalis Lipsky, F. silvatica L. and intermediate forms. Part I. Annales de la Société Dendrologique de Pologne, Vol. V. Lwów, 1933.

Flora URSS. V. Band. Mosqua-Leningrad, 1936.

Gams, H.: Zur Geschichte, klimatischen Begrenzung und Gliederung der immergrünen Mittelmeerstufe. Ergebn. Intern. Pflanzengeogr. Exkursion durch Mittelitalien, 1934. Veröff. Geobot. Institut Rübel in Zürich 12. Bern, 1936.

Grebenchikoff, O.: On the Occurrence of Fagus orientalis in Greece. Kew Bullet., 1938, Nr. 1.

Gusuleac, M.: Die monotypischen und artenarmen Gattungen der Anchuseae. Buletinul Facultatii de Stiinte din Cernauţi, II. Cernauţi, 1928.

Hegi, G.: Illustrierte Flora von Mitteleuropa.

Issler, E.: Sur la présence de Quercus Cerris L. et de Fagus orientalis Lipsky dans les Vosges. Bullet. Société Dendrolog. France, 1935.

Köppen, F.: Geographische Verbreitung der Holzgewächse des europäischen Rußlands, Band I. St. Petersburg, 1888—1889.

Korshinski, S.: Obzor rastitelnosti Rossii. Enziklopeditscheski Slowar Brockgauz-Efron XXVII. St. Petersburg, 1899. Russisch.

Krasnow, A. N.: Nagornaja Flora Swanetii i osobennosti jeje gruppirowki w zawisimosti ot sowremmennych uslowij i wlijania lednikowago pokrowa. Izw. Geogr. Obschtschestwa, XXVIII. St. Petersburg, 1891. Russisch.

Litwinow, D. I.: Geobotanitscheskije zametki o flore Jewropeijskoi Rossii. Bullet. Société Natur. Moscou, 1890. Russisch.

Maléev, V.-P.: La végétation des côtes de la mer Noire (province Euxine de la région méditerranéenne), son origine et ses relations. Geobotanica, IV. Mosqua-Leningrad, 1940. Russisch.

Mattfeld, J.: Über hybridogene Sippen der Tanne. Bibliotheca Botanica, Band 100. Stuttgart, 1930.

Meusel, H.: Vergleichende Arealkunde. Berlin-Zehlendorf, 1943.

Pilger, R.: Gymnospermae in «Die natürlichen Pflanzenfamilien», 13. Band. Leipzig, 1926.

Podpera, J.: Versuch einer epiontologischen Gliederung des europäischen Waldes. Festschrift Schröter. Veröff. Geobot. Institut Rübel 3. Zürich, 1925.

Pojarkowa, A. I.: Kawkazskij padub i jego otnoschenije k jewropeiskomu Ilex Aquifolium. Refer. nautschno-issledow. rabot za 1945. Otdel biolog. nauk. Akademija Nauk SSSR. Moskau-Leningrad, 1947 a. Russisch.

— Kawkazskij zamschit w jego sistematitscheskich i geografitscheskich otnoschenijach. Refer. nautschno-issledow. rabot za 1945. Otdel biolog. nauk. Akademija Nauk SSSR. Moskau-Leningrad, 1947 b. Russisch.

Poljanska, O. S.: Ein neuer inselartiger Fundort von Rhododendron flavum Don. in der Nähe des Sees Knjaz. Mém. Inst. agr. et for. d'état de la Bélarussie. Minsk, 1925. Russisch mit deutscher Zusammenf.

Poplawskaja, G.: Etude sur la variabilité du hêtre de Crimée. Journ. Soc. Botan. Russie, 12. Mosqua-Leningrad, 1927. Russisch mit franz. Zusammenf.

Regel, C.: Berichte Geobot. Institut Rübel in Zürich. Bern 1 für das Jahr 1947. Bern, 1947.

— Die Cornus suecica-Assoziationen von Nordeuropa. Veröff. Geobotan. Institut Rübel in Zürich 4. Erg. Intern. Geobot. Exkursion Schweden und Norwegen, 1925. Bern, 1927.

— Pflanzengeographische Studien aus Griechenland und Westanatolien. Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie, 73, Heft 1. Stuttgart, 1943 a.

— Die pflanzengeographische Stellung der Krim. Wiener Botanische Zeitschrift XCII, 1—2. Wien, 1943 b.

— Zur Frage der Grenze zwischen dem Mittelmeergebiet und Mitteleuropa auf der Balkanhalbinsel. (Dritte Folge.) Bericht Geobotanisches Forschungsinstitut Rübel in Zürich, 1946. Zürich, 1947.

S c h m i d , E.: Die Reliktföhrenwälder der Alpen. Beitr. Geobot. Landesaufnahme der Schweiz, 21. Bern, 1936.

— Der mediterrane Gebirgssteppengürtel. Bericht Geobot. Institut Rübel in Zürich, 1942. Zürich, 1943.

S i n s k a j a , E. N. The principal features of the forest evolution of the Caucasus in connection with the history of species. Journal Botanique de l'URSS XVIII. Leningrad, 1933. Russisch.

S t a n k o f f , S. S.: Jest li na jushnom beregu Krima sredizemnomorskaja formacija « Maquis »? Existe-t-il sur le littoral méridional de la Crimée du groupement végétation méditerranéenne « Maquis »? Izw. Nishegorodskogo Gos. Universiteta. Nishni-Nowgorod, 1926. Russisch mit franz. Zusammenf.

T a k h t a j i a n , A.: Phytogeographic survey of Armenian SSR. Trudy Botan. Instituta ARMFAN. Tbilissi-Eriwan, 1941. Russisch mit engl. Zusammenf.

T r o l l , K.: Ozeanische Züge im Pflanzenkleid Mitteleuropas. Freie Wege vergleichender Erdkunde. Festgabe Drygalski. München und Berlin, 1935.

W u l f f , E.: Nouvelles données sur la géographie du hêtre d'Orient. Sovietsk. Botanika, Nr. 1939. Russisch.